レプリケーター系における多様性を考える(2000年度基礎物理学研究所研究会「大自由度進化モデルの力学系研究」,研究会報告)

レプリケーター系における多様性を考える

大阪大学 大学院理学研究科　茶碗谷 毅 [1]
大阪大学 サイバーメディアセンター　時田 恵一郎 [2]

熱帯雨林の生態系などにおいては多数の種が複雑な種間相互作用を及ぼし合いながら共存している。１９６０年代には、このような生態系において種の多様性とそれらの種の間の複雑な相互作用が系の安定性に寄与していると考えられていた [1, 2]。しかし、１９７０年代の数理的な生態系モデルの研究からは、多様な種が複雑な相互作用を及ぼしあう系において、多様性が保たれた状態が安定となるのは極めて難しいという、上記の予想とは正反対の見解が導かれ、「生態系のパラドックス」と呼ばれるようになった [3, 4, 5]。

多くのフィールドおよび理論の研究者が、空間的な広がり・非均一性の影響や資源の多様性を考慮に入れるなどにより多様性が保たれているという可能性について報告してきたが、これらはある意味では種間の相互作用が実効的には疎であることにより多数の種の共存が可能になっているという見方といえるだろう。これはこれで説得力のある見方なのではあるが、密に相互作用を及ぼし合う多数の種が同所的に共存するという可能性は本当に起こり得ないものであり、考慮の外においてよいものなのだろうか？という疑問は残っている。

ここでは多数の種を含む大規模な生態系モデルが、反対称な相互作用行列、つまり「捕食・被捕食」的、あるいは寄生的な性格の相互作用を持つ場合を考える。このような捕食・被捕食型の種間相互作用は生態系においても最も普遍的でかつ重要な関係であるといってもよいだろう。数値実験では、このような系においては種間の相互作用が密で複雑なネットワークを形成している場合であっても、初期に存在する種のうち半分程度の種が共存する状態が終状態となるという結果が得られ、密に相互作用する大規模な生態系においても多様性が維持されうるという可能性を示すことができた。

ここでは N 個の種からなるレプリケーター方程式系 (RE)

$$\frac{\mathrm{d}x_i}{\mathrm{d}t} = \left(\sum_j g_{ij}x_j - \sum_k \sum_l g_{kl}x_k x_l\right) x_i \qquad (1)$$

$$\sum_i x_i = 1 \qquad (2)$$

$$0 \le x_i \le 1, \qquad (i = 1, 2, \cdots, N)$$

を考えることにする。

x_i は i 番目の種が系全体に占める割合を表す変数で、g_{ij} は i 番目の種と j 番目の種の間の相互作用により i 番目の種が受ける利益の大きさを示すパラメータとする。全ての種からの影響を

[1] E-mail: chawanya@math.sci.osaka-u.ac.jp
[2] E-mail: tokita@phys.sci.osaka-u.ac.jp

足し合わせたものでその種の適応度が定まり、それぞれの種の個体数はこの適応度よってきまる増殖率でもって変化する。ここで括弧内の第2項は系全体の平均適応度に対応するものでこの項が存在することにより x_i の和は常に1に保たれる。(第一項の和が第二項よりも大きければ x_i は増加、少なければ減少するということになる。)

ちなみに種数 N の RE は種数 $N-1$ の Lotka-Volterra 方程式系と位相的に等価となることが知られている。また RE は別名ゲーム力学系ともよばれ、ゲーム理論の文脈において戦略の安定性を議論する際にも現われる。この場合には g_{ij} はゲームの利得行列に対応することになる。[6]

この系の振舞については多くのことが調べられている。相互作用行列が対称な場合は、対立遺伝子の淘汰に関するフィッシャーの古典的なモデルに帰着される。この場合、系にはポテンシャルが存在して、単純な緩和ダイナミクスとなることが知られている。この場合、最終的に共存する種の数は、典型的には系のサイズによらない数種程度となる。

多様性の維持という点に関しては、相互作用行列を乱数で決めた場合の N 共存解の安定性の議論が良く知られており、多数の種が共存する平衡状態が安定となることは極めて稀であることが指摘されている。また実際に多数の種を含む系の時間発展を調べてみた場合も、初期にいくら多数の種を準備してあっても、ほとんどの場合には高々数種のみで個体数のほとんどを占める状態へと速やかに遷移してしまうことが典型的な振舞いとなっている [7]。

以下では「生き残る種の数」について議論するが、その準備として「飽和平衡点」というものを定義しておく。

これは、平衡点を $\vec{q}=(q_1,q_2,\cdots,q_N)$ で表すとき

$$\begin{cases} \sum_j g_{ij}q_j - \sum_k \sum_l g_{kl}q_k q_l = 0, & \text{if } q_i > 0, \\ \sum_j g_{ij}q_j - \sum_k \sum_l g_{kl}q_k q_l < 0, & \text{if } q_i = 0. \end{cases} \tag{3}$$

という条件を満たす平衡点で、その平衡状態を構成するのに参加していない種が少数が「侵入」したとしても侵入種の個体数は減衰する。というある種の安定性をもった状態に対応する。(ただし non-zero の個体数を持つ種の個体数の中での構成比の変化に関して安定かどうかは問わない)

一般的にこの系の相空間の内部あるいは境界上には、少なくとも一つ飽和平衡点が存在することが示されている。そこでその一つを $\vec{p}=(p_1,p_2,\cdots,p_N)$ としておこう。またこの状態で生き残っている種をパーシステトな種と呼ぶことにして、その全体を $P=\{i|p_i>0\}$ により表すことにする。

ここでは g_{ij} が反対称 ($g_{ij}+g_{ji}=0$) つまり二種間の相互作用がゼロサム的である場合を考える。この場合、以下で見るように、初期条件をして全ての種の個体数が0とならないようにとる限り、生き残る種の組み合わせは相互作用行列 $\{g_{ij}\}$ のみに依存してきまることがわかる。

以下では、p が飽和平衡点 (一般に少なくとも1つ存在することは示されている) であるとすると、それに対応して生き残る種が一意に決まることを示す。

まず p 上における各々の適応度 (増殖率) を α_i とすると、

$$\alpha_i = \sum_j g_{ij}p_j. \tag{4}$$

$$\begin{cases} \alpha_i = 0, & (\text{for } i \in P\ ) \\ \alpha_i < 0, & (\text{for } i \notin P\ ) \end{cases} \tag{5}$$

が成り立つ。

次のように定義される $\vec{x}$ の関数 $L_p(\vec{x})$ を考える。

$$L_p(\vec{x}) = \sum_i p_i \log x_i. \tag{6}$$

この関数の時間微分を計算すると、

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}L_p(\vec{x}) &= \sum_i p_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} \\ &= \sum_i (\sum_j g_{ij}x_j - \sum_k \sum_l g_{kl}x_k x_l)p_i \\ &= \sum_i \sum_j g_{ij}p_i x_j - \sum_i \sum_j g_{ij}x_i x_j. \end{aligned} \tag{7}$$

となる。

平衡点からのずれ、$\vec{\xi} = (\xi_1, \xi_2, \cdots, \xi_N)$

$$\xi_i = x_i - p_i \tag{8}$$

を使い、i, j の入れ換えに対する対称性から

$$\sum_i \sum_j g_{ij}\xi_i\xi_j = 0$$

となることに注意すると、

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}L_p(\vec{x}) &= -\sum_i \sum_j g_{ij}\xi_i(p_j + \xi_j) \\ &= -\sum_i \sum_j g_{ij}\xi_i\xi_j - \sum_i \xi_i\alpha_i \\ &= -\sum_i \xi_i\alpha_i \end{aligned} \tag{9}$$

が得られる。(5) 式、および $\sum_i \xi_i = 0$ （$\because \sum_i x_i = \sum_i p_i = 1$）より、$P$ に含まれない全ての種について $x_i = 0$ とならない限り、$L_p(\vec{x}(t))$ の時間微分は正となることがわかる。

初期条件が $(\forall i)x_i > 0$ を満たす場合、$L_p(\vec{x}(t=0))$ は有限の値をもち、また定義から明らかなように $L_p(\vec{x})$ は任意の時刻について 0 または負の値しかとらない。従って L_p は $t \to \infty$ である有限の極限値に収束するので、$(\forall i)x_i > 0$ の条件を満たす任意の初期条件を持つ軌道について、その ω-極限集合に含まれる任意の点は

$$d/dtL_p(\vec{x}(t)) = 0$$

をみたす。つまり P に含まれない種の個体数は 0 に漸近することになる。

一方 $\forall t > 0$ において $-\infty < L(\vec{x}(t=0))/p_i \le log x_i(t)$ となるから、$i \in P$ に対しては $log x_i > L(\vec{x}(t=0))/p_i$ が成り立つのでこれらの種は絶滅しない。

以上により初期条件として全ての種が 0 でない個体数を持つ限り、生き残る種の組み合わせは常に P となることがわかった。

さらに $\{g_{ij}\}$ の反対称性から導かれる系の性質として、

- 変数変換 $y_i ::= \log x_i$ を用いた表示において、相空間の体積保存が成り立つ。(ただし、y_i の絶対値はいくらでも大きな値をとりうる)
- P に含まれる種の数は奇数
- P に含まれる種だけで構成される部分系(これは元の系の相空間の境界上の流れに対応する)を考えると、これは $L_p(\vec{x})$ を保存量として持つ保存系で平衡点まわりの線形固有値は純虚数となっている。

などがある。P で指定される種の組のみが生き残る状態に対応する超平面は全体としてみるとアトラクター的な性質をもつ集合になっており、元の系の相空間内部の任意の点を初期条件に持つ軌道はこの超平面に漸近することになる。

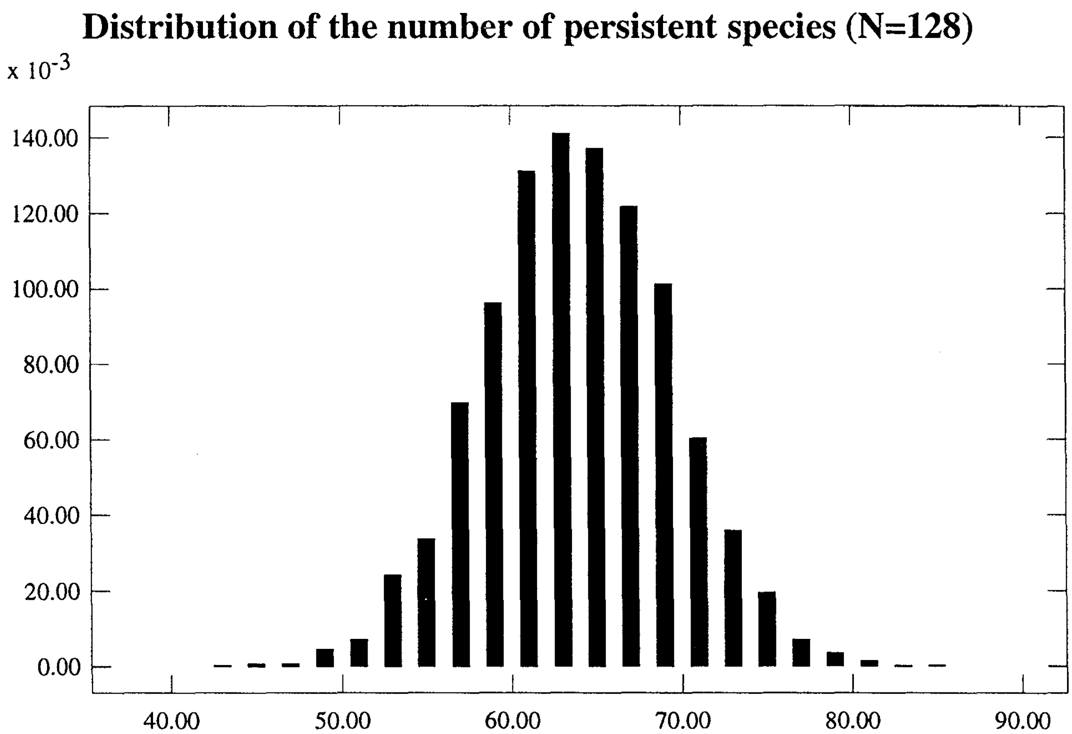

図 1: N＝１２８ の反対称相互作用系において生き残る種数の分布(生き残る種数は必ず奇数種になっている).

では一体この「生き残る」種の数はどれくらいの割合になるのだろうか。

ここでは g_{ij}, $(i > j)$ として同一の正規分布から互いに独立にとってきた乱数を用いて相互作用行列を構成し ($i \leq j$ となる成分については $g_{ij} = -g_{ji}$ により定める)、生き残る種の数を求める、という試行を繰り返し行なった。

その結果得られた生存種の数のヒストグラムは図 1 のようになった。

ここでは示していないが相互作用行列を構成する際に $[-1, 1]$ の一様乱数を使った場合にもほぼ同様の結果が得られている。

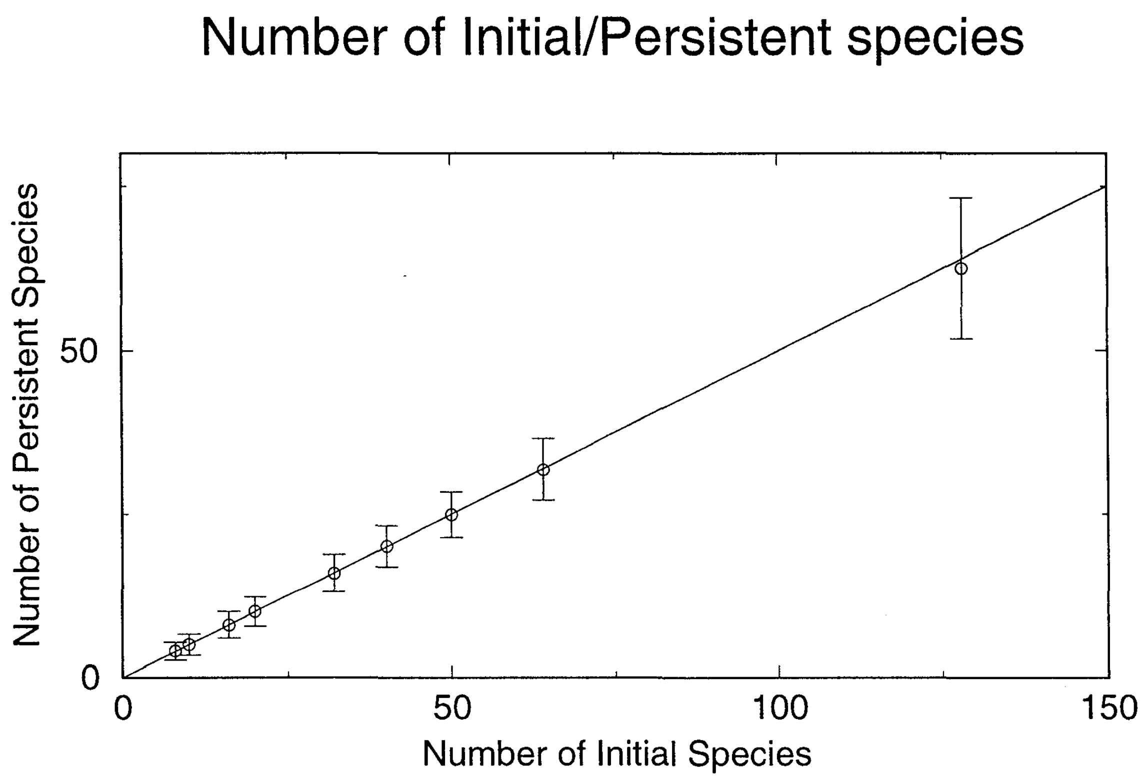

図 2: システムサイズと生き残る種の数の関係

また、生態系のサイズ（初期の種の数）N を変えて、この分布の平均と標準偏差をとった結果は図 2 のようになった。平均と標準偏差はそれぞれ $N/2$、$\sqrt{N}/2$ にほぼ一致している。

N がいくら大きくてもこの関係が成り立つようにみえる。

ちなみに、システムサイズが大きい場合、典型的な漸近的挙動はかなり複雑（大自由度）のカオスであり、かなり大きな振幅を持った個体数の変動がみられることが多い。

レプリケーター方程式系において相互作用行列が反対称となるような場合について、生き残る種の多様性について調べた。相互作用行列をランダムに作成した場合、初期条件として準備した種数 N のほぼ半分の種が絶滅せずに生き残るという結果が得られた。これは相互作用行列になんの対称性も仮定しない場合、および対称な相互作用を仮定した場合に得られている N がいくら大きくても生き残るのはたかだか数種程度という結果とは対照的なものとなっている。生態系の多様性を考える際には捕食・非捕食関係がドミナントであることを重視した考察を行なう必要があるのかも知れない。

また、

- 数値実験ではきれいな生き残りの種の数の分布（図１）が見られているが、この分布の由来
- $g_{ij} + g_{ji}$ が 0 から微小にずれているような場合の多様性

といった点については、今後さらに理解を深めていく必要があると考えている。

参考文献

[1] R. H. MacArthur: *Ecology* **36** (1955) 439.

[2] C. S. Elton: *The ecology of invasions by animals and plants*, Chapman and Hall, London (1958).

[3] M. R. Gardner and W. R. Ashby:

[4] R. M. May: Nature (London) **238** (1972) 413. Nature (London) **228** (1970) 784

[5] D. Tilman: Ecology **80** (1999) 1455 and references therein.

[6] J. Hofbauer and K. Sigmund: *The Theory of Evolution and Dynamical Systems* Cambridge University Press, Cambridge (1988).

[7] K. Tokita and A. Yasutomi: *Phys. Rev. E* **60** (1999) 682.